

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СПЕЦИФИЧНОСТИ PORROCAECUM ENSICAUDATUM (ZEDER, 1800)

В. А. Йыгис

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Проведены опыты по заражению птиц разных отрядов (воробьиные, утиные, ржанкообразные и др.) инвазионными личинками *Porrocaecum ensicaudatum*. Нематоды, попавшие в несвойственного им хозяина, через некоторое время гибнут. Половой зрелости *P. ensicaudatum* достигает у птиц 2 семейств (дроздовые, скворцы) отряда воробьиных.

Круг хозяев *Porrocaecum ensicaudatum*, по литературным данным (Стам, 1927; Мозговой, 1953; Yamaguti, 1961, и др.), охватывает птиц различных отрядов — воробьиных, уток, ржанковых, чаек и др. Однако наш фаунистический материал из Прибалтики показал более узкую специфичность этого паразита. Половозрелые особи *P. ensicaudatum* были встречены только у некоторых представителей отряда воробьиных — у скворца и дроздов. У других видов воробьиных, различных ржанковых и чаек были обнаружены лишь их личинки. Опыты с близким видом — *Porrocaecum semiteres* (Zeder, 1800) — показали, что личинки его могут жить некоторое время и в несвойственном для него хозяине, но не достигают в нем половой зрелости (Йыгис, 1967). Поэтому литературные сведения о таком обширном круге хозяев *P. ensicaudatum* необходимо было проверить экспериментально. С этой целью было проведено искусственное заражение личинками *P. ensicaudatum* птиц разных отрядов — обыкновенных скворцов, домашних уток, обыкновенных чаек, ржанковых и др. Птицы до и во время опытов содержались в условиях, исключающих их естественное заражение личинками *Porrocaecum*.

Инвазионные личинки для опытов были получены у естественно зараженных дождевых червей — *Lumbricus terrestris* L., собранных на территории биостанции (пос. Рыбачий Калининградской обл.) из почвы под фруктовыми деревьями, вблизи которых висели скворечники. Из обследованных здесь 280 особей *L. terrestris* 252 (90%) оказались зараженными инвазионными личинками *P. ensicaudatum*. Личинки в дождевых червях были обнаружены уже в апреле. Это свидетельствует о том, что они перезимовывают в промежуточном хозяине. Интенсивность заражения дождевых червей достигала от 1 до 96 экземпляров, средняя интенсивность — 9. Личинки *Porrocaecum* находились в вентральном кровеносном, а также в поперечных сосудах, в основном в передней части тела дождевых червей.

Инвазионные личинки *P. ensicaudatum* имеют двойную кутикулу; их длина 3.2—3.5, ширина на уровне желудочка 0.08—0.09 мм. Нервное кольцо расположено на расстоянии 0.16 мм от переднего конца тела. Длина пищевода 0.37—0.43, желудочка — 0.09—0.10, кишечного отростка — 0.02 мм. Анальное отверстие находится на расстоянии 0.11—0.14 мм от заднего конца тела.

Опыты с обыкновенными скворцами — *Sturnus vulgaris* L. В опытах были использованы 6 скворцов. Птиц через определенные сроки зара-

жали повторно. При каждом заражении птице скармливали 50 личинок. Всего было проведено 13 опытов со следующими сроками развития нематод: 4 часа; 2, 3, 4, 5, 7 и 10 дней; 2, 3, 4, 5, 6 и 8 недель.

В течение первых 4 час. все скормленные скворцу инвазионные личинки *P. ensicaudatum* (III стадия)¹ проникли под кутикулу мышечного желудка. На 2-й день личинки сбрасывают старую кутикулу и мигрируют из-под кутикулы мышечного желудка в слизистую стенки двенадцатиперстной кишки. В этом возрасте у нематод начинается формирование гонад, ранее представленных только группой клеток. В двенадцатиперстной кишке формируется личинка IV стадии. На 14-й день, перед сбрасыванием старой кутикулы, личинки IV стадии достигают 8 мм длины тела и 0.23—0.33 мм ширины на уровне желудочка. Длина желудочка 0.19—0.28, кишечного отростка — 0.06 мм. У самцов видны спикеры, у самок — вагина. В стенке двенадцатиперстной кишки происходит и формирование V стадии.

Примерно через месяц после заражения нематоды V стадии, обладающие двойной кутикулой, переходят из стенки двенадцатиперстной кишки в просвет тонкой кишки. Здесь заканчиваются рост и развитие червей, происходят оплодотворение самок, формирование и откладка яиц. Первые зрелые яйца у нематод обнаруживались через 2 месяца после заражения. К этому времени черви еще не сбросили старой кутикулы и имели следующие размеры: самцы — длина тела 26—29, ширина на уровне желудочка 0.56—0.59 мм; длина желудочка 0.36—0.50, кишечного отростка — 0.09—0.11, спикер — 0.59—0.67 мм; самки — длина тела 35—44, ширина на уровне желудочка 0.70 мм, длина желудочка 0.41—0.44, кишечного отростка — 0.13 мм. Вульва находится на расстоянии 0.17—0.19 мм от переднего конца тела. Возможно, что длительный срок созревания этих нематод в опыте обусловлен большей интенсивностью заражения, чем это обычно встречается в природе.

По мере усложнения процессов органогенеза выживаемость у нематод снижается. Так, с развитием половой системы число развивающихся личинок постепенно уменьшается и половой зрелости достигают только 8—12% всех скормленных скворцу нематод. Возможно, что при более слабой интенсивности заражения процент гибели личинок на этих стадиях бывает меньше. По нашим фаунистическим данным, средняя интенсивность заражения птиц личинками *P. ensicaudatum* — 6 экземпляров, а среднее число зрелых особей этого вида у одной птицы — 4, т. е. 66.6% от числа личинок. В опытах птицам было скормлено по 50 личинок, что значительно больше средней интенсивности заражения птиц личинками *P. ensicaudatum* в природе, а взрослой стадии достиг гораздо меньший процент от скормленных личинок (8—12%). В природе у единичных птиц личинки *Porrocaecum* исчислялись несколькими десятками, максимум 89 экземпляров, а максимальное число зрелых особей у одной птицы было значительно меньше — 14, 20 и 29. По-видимому, в случаях высокой интенсивности заражения биологическое равновесие между паразитом и хозяином обеспечивается более сильной реакцией хозяина и естественным отбором личинок в период формирования у них половой системы, когда для развития червей требуются наиболее специфические условия среды.

Необходимо отметить, что заражение скворцов личинками *P. ensicaudatum* не вызывает у хозяина невосприимчивости в отношении повторного заражения этим паразитом (см. таблицу).

Опыты с домашними утками — *Anas platyrhynchos* L. dom. В опытах участвовало 7 утят в возрасте от 9 дней до 3 месяцев. Каждому из них было скормлено от 42 до 100 личинок. Птиц вскрывали через разные промежутки времени после заражения (4.5 час., 20.5 час., 1, 2.5, 3.5, 5

¹ В предыдущей статье по *Porrocaecum* (Йыгис, 1967) мы называли стадии, согласно терминологии Оше (Osche, 1958). В данной работе мы рассматриваем стадии, как принято у большинства советских гельминтологов (переходом нематод из одной стадии в другую считается момент отслаивания старой кутикулы).

**Выживаемость нематод при повторных заражениях скворцов личинками
*P. ensicaudatum***

Условия заражения	Скворцы			
	1-й	2-й	3-й	4-й
Число личинок, введенных при I заражении	50	45	50	50
Интервал между I и II заражениями (в днях)	6.8	6	14	14
Число личинок, введенных при II заражении	50	50	50	50
Продолжительность I заражения (в днях)	7	10	28	35
Число червей, полученных от I заражения	45 (90)	12 (27)	15 (30)	4 (8)
Продолжительность II заражения (в днях)	4 часа	4	14	21
Число червей, полученных от II заражения	50 (100)	38 (76)	21 (42)	16 (32)
Интервал между II и III заражениями (в днях)	—	—	11	16
Число личинок, введенных при III заражении	—	—	50	50
Продолжительность III заражения (в днях)	—	—	3	5
Число червей, полученных от III заражения	—	—	36 (72)	40 (80)

Примечание. Цифры в скобках — проценты.

и 6 дней). Оказалось, что *P. ensicaudatum* в организме домашних уток развиваться не может. По-видимому, среда желудка этих птиц губительна для личинок *P. ensicaudatum*. Большинство их теряет способность проникать под кутикулу мышечного желудка и гибнет. Через 4.5 часа после заражения из 50 скормленных утке личинок в ее пищеварительном тракте были обнаружены 32 живые личинки, из которых только 13 были найдены под кутикулой мышечного желудка, у границы его с железистым желудком. Из остальных живых личинок 12 находились в просвете железистого желудка и 7 — в просвете кишечника. Последние прошли мышечный желудок, не проникая под его кутикулу, и дальнейшее их развитие оказалось невозможным. Кроме того, 5 личинок были найдены мертвыми: 3 — в просвете мышечного желудка и 2 — в задней части тонкой кишки. Даже те немногие инвазионные личинки, которым удается проникнуть под кутикулу мышечного желудка, не могут продолжать развитие и погибают, как правило, еще до сбрасывания старой кутикулы. Через 20.5 час. после заражения из 42 скормленных утке личинок были найдены только 9 мертвых, из них 5 — под кутикулой желудка и 4 — в просвете кишечника. При вскрытии 2- и 3-месячных уток соответственно через 2.5 и 5 дней после заражения из скормленных им 50 и 100 личинок не было обнаружено ни одной. Молодой 9-дневный утенок оказался также невосприимчивым к *P. ensicaudatum*, как и утки старшего возраста: через 6 дней после заражения из 47 скормленных ему личинок не было обнаружено ни одной.

Интересно отметить, что в невосприимчивой к *P. ensicaudatum* домашней утке паразитирует близкий вид — *P. crassum* (Deslongchamps, 1824), промежуточным хозяином которого служат тоже дождевые черви (Мозговой, 1952). Это показывает, что неспособность *P. ensicaudatum* развиваться в утках обусловлена не экологическими причинами (состав пищи), а физиологическими особенностями организма этой птицы и приспособленностью паразита к другим условиям среды.

Опыты с обыкновенными чайками — *Larus ridibundus*. L. Для опытов было отловлено 12 птенцов чаек. Их возраст к моменту заражения до-

стигал от 12 дней до 3 месяцев. После первого заражения некоторых чаек через определенный срок заражали повторно. Всего проведено 16 опытов со следующими сроками развития нематод: 4 часа; 1, 1.5 (2 опыта), 2, 2.5 (2 опыта), 3.5, 4, 7 (2 опыта) дней; 3, 4, 8, 10 (2 опыта) недель. Большое число личинок *P. ensicaudatum*, скормленных чайкам, оказалось неспособным проникнуть под кутикулу мышечного желудка. При вскрытии чайки через 4 часа после заражения из 50 скормленных ей личинок только 22 были под кутикулой мышечного желудка, 7 личинок находились еще в железистом желудке, а 9 — уже в кишечнике. Последние, как и выведенные из кишечника 12 личинок, т. е. всего 40.2% из всех скормленных, не смогли проникнуть под кутикулу мышечного желудка и продолжить дальнейшее развитие. У чаек личинки *P. ensicaudatum* часто гибнут в процессе проникновения через кутикулу желудка. В 7 опытах из 9, при которых вообще были обнаружены еще живые нематоды или их разлагающиеся остатки, черви были найдены в толще кутикулы желудка, причем чаще всего уже мертвыми. У молодых чаек в возрасте 2—3 недель интенсивность заражения и сроки выживания нематод были немного больше, чем у чаек в возрасте 1.5—3.5 месяцев. Но уже через 2—3.5 дня в толще кутикулы чаек этих возрастов были найдены только остатки погибших червей. Через неделю после заражения у птиц не обнаружилось и остатков личинок. Эти результаты показывают, что чайки не могут служить хозяевами для *P. ensicaudatum*. Небольшое число инвазионных личинок этого вида в организме чаек может лишь сбрасывать старую кутикулу, но дальнейшего развития их не происходит.

Опыты с ржанковыми — Charadriidae. Из представителей этого семейства в опытах было использовано 4 экземпляра птиц: кулик-фи́фи — *Tringa glareola* L., чибис — *Vanellus vanellus* (L.), чернозобик — *Callidris alpina* (L.) и бекас — *Gallinago gallinago* (L.).

Чернозобику было скормлено 50 личинок *P. ensicaudatum*. При вскрытии птицы через 15.5 час. после заражения из них было обнаружено 18 личинок: 15 (30.0%) — под кутикулой мышечного желудка и 3 — в просвете желудка.

Бекас погиб через 2 дня после заражения. Из 86 скормленных ему личинок было найдено 17 : 6 личинок (7.0%) — под кутикулой мышечного желудка и 11 — в просвете кишечника.

Чибис был заражен дважды; в первый день ему было скормлено 30 и во второй — 24 личинки. При вскрытии через 6 дней после второго заражения у него было обнаружено 9 личинок: 6 (11.1%) — под кутикулой мышечного желудка и 3 — в просвете тонкой кишки. В толще кутикулы желудка были найдены еще остатки 5 погибших личинок.

Кулик-фи́фи жил после заражения 8 дней. При вскрытии из 50 скормленных ему личинок было найдено 3. Из них 2 (4.0%) имели правильную для своего возраста локализацию — в стенке двенадцатиперстной кишки, а одна находилась в просвете тонкой кишки. Кроме того, в стенке двенадцатиперстной кишки и просвете кишечника были найдены 2 мертвые личинки.

Рассмотренные опыты, как и наши фаунистические материалы, говорят о том, что ржанковые, как правило, не могут служить хозяином для *P. ensicaudatum*. Однако организм ржанковых для личинок этого паразита оказывается более подходящей средой, чем организм уток и чаек. Если в утках через 5 дней, а в чайках через 2—3.5 дня все скормленные личинки уже погибли, то у фи́фи 3 из 50 личинок оказались живыми даже через 8 дней после заражения, причем 2 из них имели правильную для своего возраста локализацию (стенка двенадцатиперстной кишки). Как эти, так и ранее рассмотренные опыты (Йыгис, 1967) по заражению скворцов личинками специфичного для ржанковых паразита — *P. semiteres* — свидетельствуют о том, что среда пищеварительного тракта скворца более близка к таковой ржанковых, чем чаек и уток. Хотя ржанковые и чайки относятся к одному и тому же отряду ржанкообразных, они существенно различаются своей пищевой специализацией.

Опыты с вертишейкой — *Jynx torquilla* L. и деревенской ласточкой — *Hirundo rustica* L. В природе эти птицы обычно не питаются дождевыми червями — промежуточными хозяевами *P. ensicaudatum*. Вертишейке было скормлено 30 инвазионных личинок этого паразита. Через 2.5 дня после заражения в ней было найдено 26 личинок: 5 — под кутикулой мышечного желудка, 1 — в стенке двенадцатиперстной кишки и 20 — в просвете тонкой кишки. Личинки, не проникшие под кутикулу мышечного желудка и находившиеся в просвете кишечника, не могут продолжать дальнейшего развития и в скором времени выводятся из птицы. Правильную для своего возраста локализацию и возможность дальнейшего развития имели только 6 личинок (20.0%). Эти результаты сходны с полученными в опытах с чайками: через 2.5 дня у последних только 16—20% из скормленных им личинок *P. ensicaudatum* продолжали развитие.

Деревенской ласточке (птенец) было скормлено 30 инвазионных личинок *P. ensicaudatum*. Через 2.5 дня после заражения в ней была обнаружена 21 личинка: 6 (20.0%) — под кутикулой мышечного желудка и 15 — в просвете тонкой кишки. В толще кутикулы мышечного желудка были найдены еще 2 мертвые личинки. У ласточки через 2.5 дня процент развивающихся личинок оказался таким же низким (20.0), как в тот же срок у птиц других отрядов — вертишейки (20.0%) и чаек (23.0%). По-видимому, эта птица не может служить потенциальным хозяином для *P. ensicaudatum*. Между тем ласточка относится к отряду воробьиных, как и свойственные для *P. ensicaudatum* хозяева — скворец и дрозды.

Таким образом, экспериментальное исследование, как и наш фаунистический материал, показало приспособленность *P. ensicaudatum* к относительно узкому кругу окончательных хозяев. Из подопытных птиц нематоды достигали половой зрелости только у скворца. По нашим фаунистическим материалам, хозяевами *P. ensicaudatum* служат еще дрозды. Следовательно, круг окончательных хозяев этого паразита охватывает лишь птиц двух семейств одного отряда.

Левин (Levin, 1961) считает, что кроме дроздов и скворца хозяевами *P. ensicaudatum* могут быть еще куры, так как ему удалось заразить этим паразитом однодневных цыплят. К сожалению, автор не указывает процента заражения цыплят и выживаемости в них нематод. Однако его сообщение в том, что через 28 дней после заражения в стенке кишечника цыпленка была найдена только одна мертвая самка, а при вскрытиях через больший промежуток времени в цыплятах не оказалось ни одного червя, ставят под сомнение вывод о возможности паразитирования половозрелых *P. ensicaudatum* в курах.

Опыты показали, что личинки *Porrocaecum*, попадая в несвойственного им хозяина, могут находиться в нем некоторое время, но гибнут, не достигая половой зрелости. Поэтому хозяевами нематод нельзя считать всех тех животных, в которых встречаются только личинки червей; настоящими окончательными хозяевами становятся только те из них, в которых нематоды способны достигать половой зрелости и продуцировать яйца.

Степень специфичности у видов *Porrocaecum* на разных этапах их онтогенеза неодинакова. На личиночной фазе три близких вида — *P. crassum*, *P. ensicaudatum* и *P. semiteres* — имеют одинаковых промежуточных хозяев — одни и те же виды дождевых червей. На взрослой фазе, когда у этих червей формируется половая система, они приурочены к разным отрядам окончательных хозяев — птиц. Анализ литературных данных показывает то же в отношении большинства других паразитических нематод — степень специфичности этих червей сужается по мере усложнения процессов органогенеза. Проведенное исследование подтверждает, что у нематод также проявляется закономерность, установленная ранее Дубининой (1953, 1966) для других паразитических червей, — наиболее узкоспецифичной оказывается та фаза жизненного цикла, на которой организм паразита претерпевает наиболее сложные процессы морфогенеза.

Л и т е р а т у р а

- Д у б и н и н а М. Н. 1953. Специфичность у ремнецов на разных фазах их жизненного цикла. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 15 : 234—251.
- Д у б и н и н а М. Н. 1966. Ремнецы (Cestoda: Ligulidae) фауны СССР. Изд. «Наука». М.—Л. : 1—261.
- Й ы г и с В. А. 1967. Цикл развития *Porrocaecum semiteres* (Zeder, 1800) (Nematoda : Ascaridata). Паразитол., 1 (3) : 213—218.
- М о з г о в о й А. А. 1952. Биология *Porrocaecum crassum* — нематоды водоплавающих птиц. Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, 6 : 114—125.
- М о з г о в о й А. А. 1953. Аскариды животных и человека и вызываемые ими заболевания. Основы нематодологии, 2 (2). Изд. АН СССР, М. : 1—616.
- С г р а м Е. В. 1927. Bird parasites of the nematode suborders Strongylata, Ascaridata and Spirurata. Bull. U. S. Nat. Mus., 140 : 1—465.
- Л е в и н Н. Л. 1961. Life history studies on *Porrocaecum ensicaudatum* (Nematoda), an avian nematode. I. Experimental observations in the chicken. J. Parasitol., 47 (1) : 38—46.
- О s c h e G. 1958. Beiträge zur Morphologie, Ökologie und Phylogenie der Ascaridoidea (Nematoda). Z. Parasitenk., 18 : 479—572.
- У а м а г у т и S. 1961. Systema helminthum, 3. The nematodes of vertebrates, 1. N. Y.—London : 1—679.

EXPERIMENTAL STUDY OF THE SPECIFICITY OF PORROCAECUM ENSICAUDATUM (ZEDER, 1800) (ASCARIDATA)

V. Jogis

S U M M A R Y

Experiments were carried out on the invasion of birds (*Passeriformis*, *Anseriformes*, *Charadriiformes*, etc.) with infective larvae of *Porrocaecum ensicaudatum*. After penetrating an unusual host nematodes die within a certain period of time. *P. ensicaudatum* reaches sexual maturity only in birds of two families (*Turdidae*, *Sturnidae*) of the order *Passeriformes*.
